CROISSANCE ET OVOGENESE D'*HERKLOTSICHTHYS PUNCTATUS* (PISCES, CLUPEIDAE) (RÜPPELL 1837) AUX SEYCHELLES

par

Guy de MOUSSAC et Jean Claude POUPON (1)

RÉSUMÉ. – Cette étude porte sur la biologie d'*Herklotsichthys punctatus* aux Iles Seychelles. Une échelle de maturation des ovaires est définie par 5 stades. La ponte semble étalée tout au long de l'année. La taille à la première maturité sexuelle est de 101 mm (LF). La fécondité atteint 8000 œufs par ponte pour un poisson de 30 g (129 mm). Le sex-ratio est en faveur des mâles (60 %) sauf pour les grands individus. Les distributions mensuelles de fréquence de tailles et la croissance sont étudiées par les méthodes de Pauly, et de Gulland et Holt. Une équation de croissance selon le modèle Von Bertalanffy est proposée.

ABSTRACT. – This study concerns the biology of *Herklotsichthys punctatus* in the Seychelles Islands. The scale of ovarian maturity is defined in five stages. Spawning seems to take place all the year round. The length at the early stage of sexual maturity is 101 mm (FL). Fecundity reaches 8000 eggs for a fish of 30 g. The sex-ratio is highest for males (60 %). The monthly length-frequency and growth are studied with Pauly and Gulland & Holt methods. A Von Bertalanffy growth equation is proposed.

MOTS CLÉS : Pisces, Clupeidae, Herklotsichthys punctatus, growth, reproduction, ISW Seychelles.

Herklotsichthys punctatus (Rüppell, 1837) (Fig. 1) est un petit clupéidé pélagique considéré comme un bon appât vivant pour la pêche artisanale, au listao notamment. Une étude biologique de cette espèce, appelée localement « sardine », a

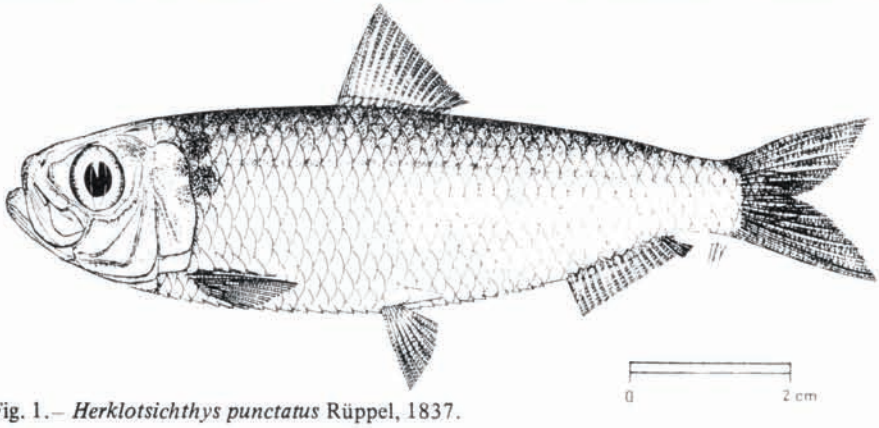

Fig. 1.– *Herklotsichthys punctatus* Rüppel, 1837.

(1) Antenne ORSTOM - BP 570 - Victoria - Iles Seychelles.

été réalisée aux Seychelles en vue d'une éventuelle exploitation et gestion de ce stock.

Des pêches expérimentales ont été effectuées de mars 1982 à janvier 1983 autour de Mahé, île principale des Seychelles (Fig. 2). Le climat de cette île est sous l'influence de 2 saisons : de novembre à mars, la mousson du Nord-Ouest apporte précipitations et chaleur; ensuite, les vents plus forts de la mousson du Sud-Est s'établissent en saison fraîche de juin à septembre. La température moyenne de l'eau varie peu : de 26,5°C en août à 30°C en décembre (Piton, 1976).

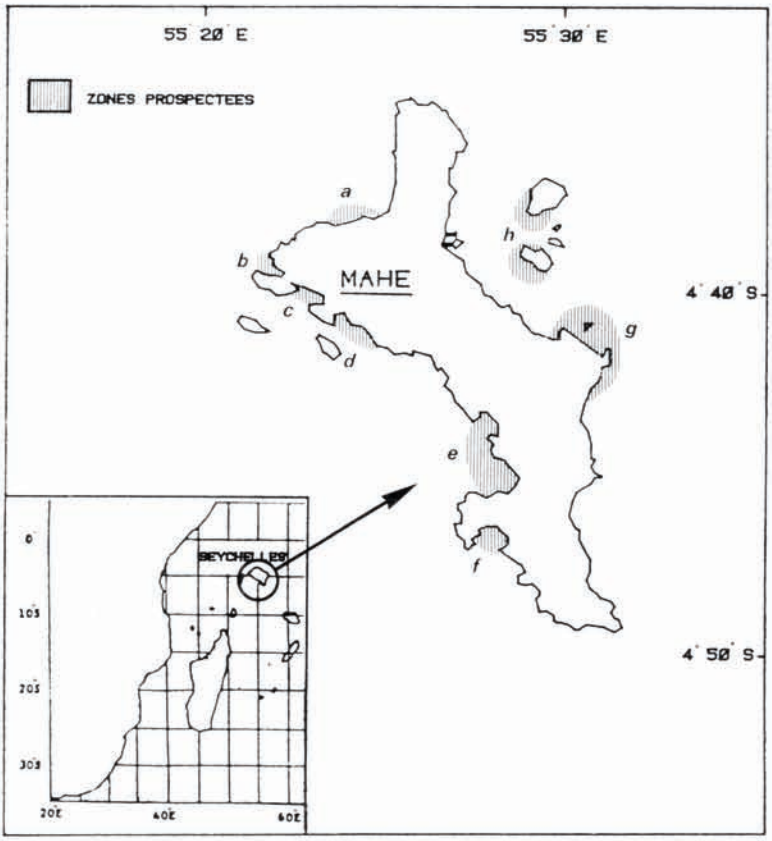

Fig. 2.– Zones d'étude.

MATERIEL ET METHODE

Les pêches sont réalisées principalement de jour avec une senne de plage ; les quantités capturées par coup de filet varient de plus de 2 tonnes à quelques dizaines de kilos seulement. Un échantillon de 80 poissons est prélevé à la suite de chaque pêche (Tabl. I), puis analysé au laboratoire afin de mesurer les caractéristiques sexuelles et les paramètres de fécondité et de croissance de l'espèce.

Tabl. I. – Calendrier et sites de pêche de mars 1982 à janvier 1983 (entre parenthèses : nombre de pêches dans la même zone).

Date	Mars 82	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier 83
Nombre	6	5	7	7	2	1	7	4	3	6	3
Lieu (Fig. 2)	e (x4), g, h	f, g (x4),	a, e, f (x3), g (x2)	a (x2), f (x2), g (x2), h	a, b	b	b (x2), e (x2), g (x2), h	g (x3), h	d (x2), g	d (x3), g (x3)	d, g (x2),

Tabl. III. – Taux de croissance journalier selon l'âge d'*H. punctatus*.

Age (mois)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	18	24
Taux de croissance journalier (mm)	0,65	0,52	0,43	0,34	0,28	0,22	0,18	0,15	0,12	0,10	0,08	0,06	0,02	0,01

Les stades de maturité des ovaires sont définis par des observations macroscopiques (Matsui, 1942; Marr, 1948), par une étude histologique des ovaires fixés au Bouin aqueux et colorés à l'hématoxyline de Groat-éosine, et par une étude de la fréquence du diamètre des ovocytes (Leclus, 1979) après agitation et séjour constant d'un mois dans du liquide de Gilson.

Le nombre d'ovocytes intraovariens en fin de maturation est analysé par comptage des ovocytes du dernier mode. La fécondité moyenne est alors calculée par la formule : $F = \frac{n.p.}{q.}$; n : nombre d'ovocytes; p : poids de l'ovaire; q : poids du prélèvement.

Après des essais infructueux de détermination de l'âge par la lecture des écailles et des otolithes, l'analyse des histogrammes mensuels de fréquences de tailles est utilisée. La décomposition des modes est réalisée suivant les méthodes de Bhattacharya (1967) et de Ghéno et Le Guen (1968); la filiation des modes est suivie par la méthode de Petersen (1892). Les courbes théoriques de croissance sont établies par la méthode de Pauly (1982). Enfin par la méthode graphique de Gulland et Holt (1959) et la connaissance des périodes de pontes, les paramètres de l'équation de croissance selon Von Bertalanffy (1938) $L_t = L\,(1 - e^{-k(t-t_0)})$ sont déterminés.

Une relation taille-poids est calculée sur la relation d'allométrie $P = a.L^b$. Toutes les longueurs sont mesurées à la fourche (LF) au millimètre inférieur.

RESULTATS

Afin de pouvoir comparer ces résultats à ceux d'autres auteurs sur d'autres espèces, une clé entre les différentes longueurs de référence utilisées est établie sur 250 individus (sans distinction des sexes) :

- relation longueur à la fourche - longueur totale :
  LF = 0,845 . LT + 2,393 en mm (r = 0,99)
- relation longueur standard - longueur à la fourche :
  LS = 0,956 . LF + 0,902 en mm (r = 0,99)

Reproduction et cycle sexuel.

Echelle de maturation des ovaires

Les observations macroscopiques et histologiques (Fig. 3) des ovaires ainsi que l'étude statistique du diamètre des ovocytes (Fig. 4) permettent d'établir une échelle de maturation comportant 5 stades ovariens. Ces résultats sont regroupés dans le tableau II. Un stade de post-ponte n'a pas été mis en évidence dans les échantillons.

L'étude de la fréquence du diamètre des ovocytes (Fig. 4) montre qu'il existe un stock initial d'ovocytes immatures (a_1) toujours présent. Une partie débute sa maturation au stade 3 pour donner un second mode (b). Celui-ci se différencie en deux modes que l'on suit aux stades 4 et 5 (b_1 et b_2); ils pourraient correspondre

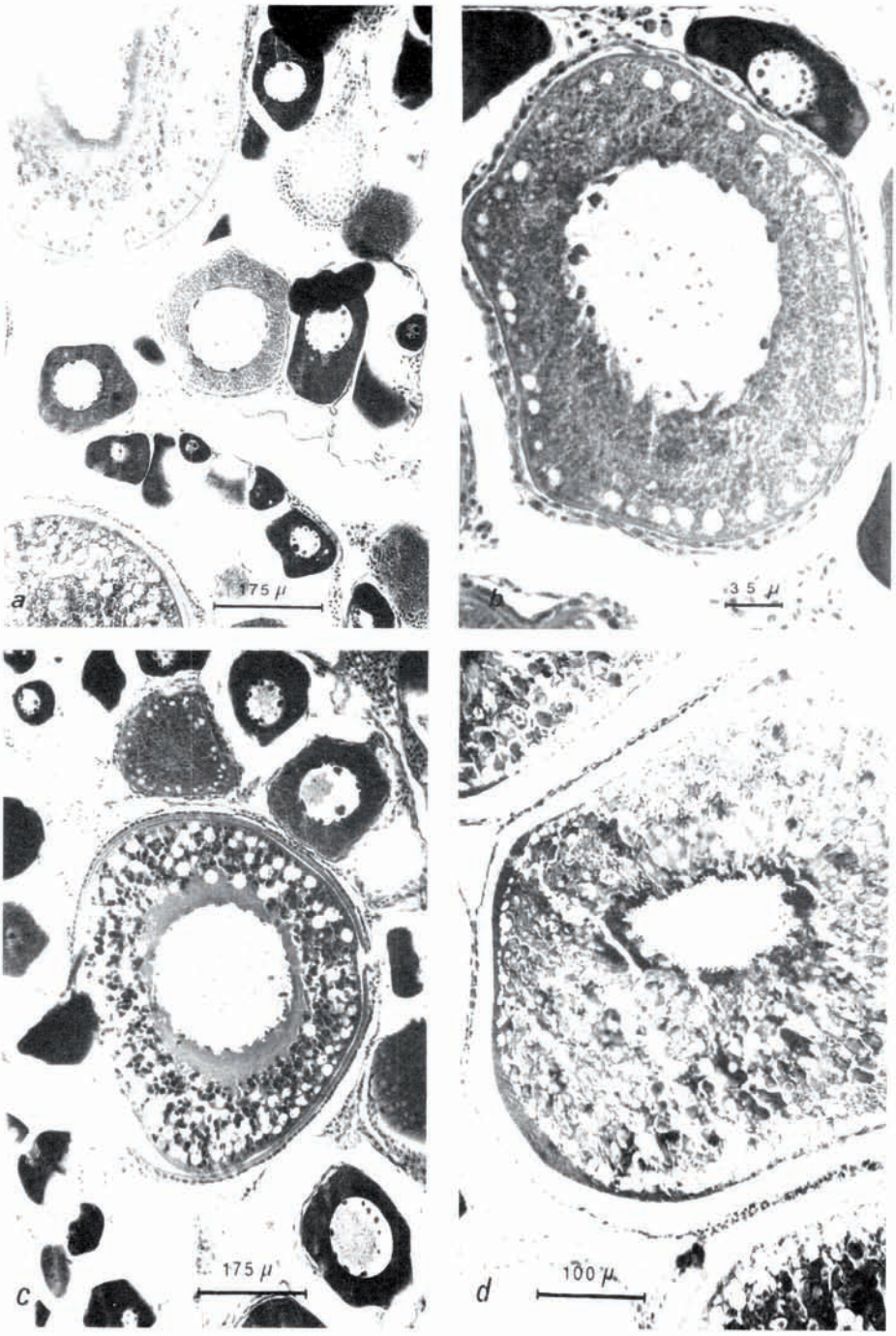

Fig. 3.– Coupes histologiques d'ovaires d'*Herklotsichthys punctatus*.
a : ovocytes stade 1 et 2; b : début stade 3; c : fin stade 3; d : stade 4.

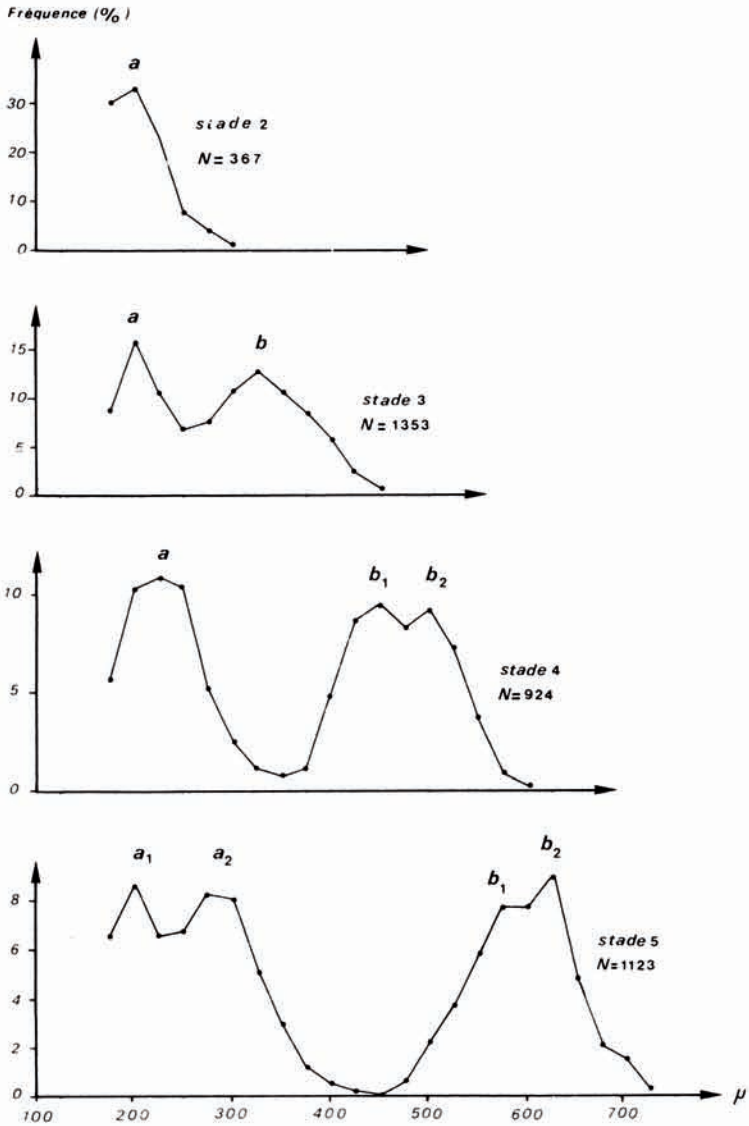

Fig. 4. – Répartition du diamètre des ovocytes selon le stade de maturité d'*Herklotsichthys punctatus* N : nbre d'ocovytes).

à deux pontes successives ou être à l'origine de l'atrésie folliculaire observée sur les coupes histologiques. Au stade 5, avant la ponte, un nouveau groupe d'ovocytes (a_2) commence sa maturation. Plusieurs pontes annuelles sont possibles.

Le diamètre modal du groupe d'ovocytes le plus avancé (y) est étudié en fonction du rapport gonado-somatique (R.G.S.) (x) pour 40 femelles; il s'ajuste à une courbe d'équation $y = 7{,}18 + 8{,}08 \log x$ ($r = 0{,}96$). La détermination du stade de maturité s'avère donc possible à partir de la seule connaissance de la valeur du

Tabl. II. – Echelle de maturation des ovaires d'*Herklotsichthys punctatus*.

Stades	Examen macroscopique	Examen histologique	Diamètre des ovocytes	Limite du R.G.S.
1 immature	ovaires très fins, enveloppés d'une membrane conjonctive pigmentée noire	petits ovocytes polyédriques, noyaux volumineux, avec un ou plusieurs nucléoles – fig. 4a	pas de mensuration	
				0,7
2 début de maturation	volume un peu plus important, la membrane conjonctive est plus claire	les nucléoles migrent à la périphérie du noyau ; apparition de gouttelettes lipidiques à proximité de la membrane cytoplasmique – fig. 4a	un seul mode à 200 µm	
				1,4
3 maturation	coloration orangée, ovocytes visibles à travers la paroi ovarienne	ovocytes de forme arrondie, les globules vitellins ne touchent pas encore le noyau ; la zona radiata s'épaissit – fig. 4b et 4c	2 modes : 200 µm et 325 µm	
				2,7
4 fin de maturation	ovaires volumineux ovocytes très nettement visibles : vascularisation très accentuée	cytoplasme envahi de vitellus, la membrane se décolle – fig. 4d	3 modes : 225 µm, 450 µm, 500 µm	
				5,1
5 pré-ponte	ovaires très volumineux, les ovocytes se libèrent facilement	noyau rejeté à la périphérie du cytoplasme ; les plaquettes vitellines fusionnent : une seule grosse vacuole lipidique	4 modes : 200 µm, 260 µm, 575 µm, 625 µm	

R.G.S. Les limites entre stades (Tabl. II) sont calculées en prenant la moyenne entre le R.G.S. le plus élevé, observé à un stade donné et le R.G.S. le plus faible du stade suivant.

Taille à maturité sexuelle

La plus petite femelle ayant atteint le stade 3 (maturation) mesurait 59 mm et celle ayant atteint le stade 5 (préponte) mesurait 61 mm. La taille à première maturité sexuelle, définie comme étant la taille où 50 % des femelles entrent en maturation (stade 3 et suivants, R.G.S. $\geqslant$ 1,4) est de 101 mm (Fig. 5).

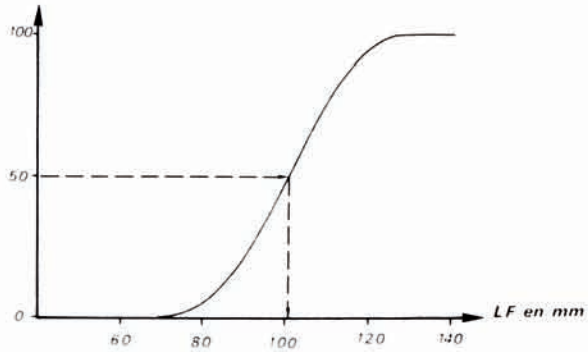

Fig. 5. – Détermination de la taille à maturité sexuelle : pourcentage de femelles d'*Herklotsichthys punctatus* ayant atteint le stade 3 en fonction de la longueur. (N : 962).

Etude des périodes de ponte

Elle est réalisée à partir de plusieurs sources de données :

– variations mensuelles du R.G.S. (Fig. 6) : elle est du type plurimodale avec une grande variabilité. *Herklotsichthys punctatus* semble donc se reproduire tout au long de l'année ; 4 maxima de ponte (chutes du R.G.S.) peuvent être pris en compte: fin juin, fin août, novembre et peut-être un quatrième en début mars;

– variations mensuelles du rapport hépato-somatique (R.H.S.), (Fig. 6). Elles sont synchrones aux variations du R.G.S.; seulement deux maxima sont nettement mis en évidence, ils correspondent respectivement aux pontes de juin et d'août qui pourraient être plus importantes que celles de novembre et mars, non mises en évidence par l'analyse du R.H.S.;

– variations mensuelles du taux de femelles au stade 5 par rapport à l'ensemble des femelles ayant atteint la taille à maturité sexuelle (Fig. 7); pendant au moins 6 mois, il reste supérieur à 40 % ce qui correspond à une fraction importante de la population. Un minimum de ponte semble exister en avril. (Aucun biais dans les distributions n'a été mis en évidence).

– variations mensuelles du pourcentage de juvéniles (individus de sexe indéterminé par examen macroscopique, (Fig. 7) : la présence de juvéniles tout au long de l'année laisse également supposer une ponte plus ou moins continue.

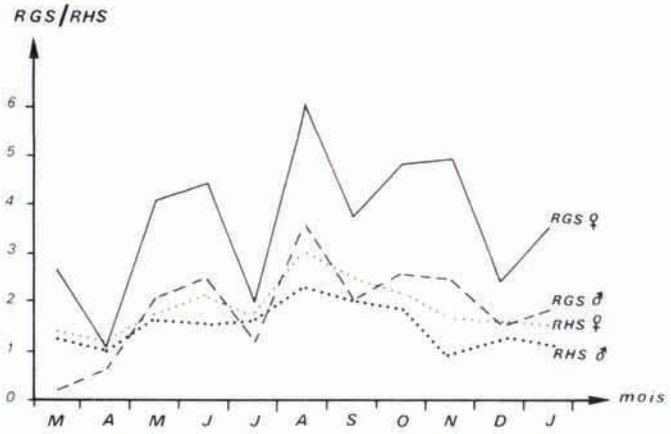

Fig. 6.– Evolution du R.G.S. et du R.H.S. des mâles et des femelles d'*Herklotsichthys punctatus.*

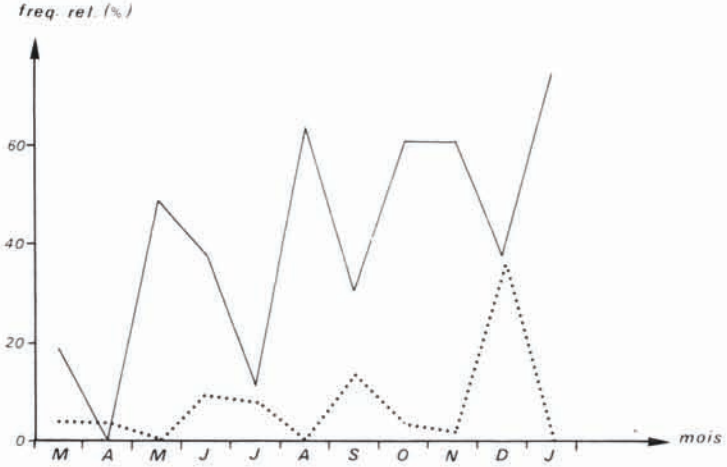

Fig. 7.– Evolution mensuelle du taux de femelles au stade 5 d'*Herklotsichthys punctatus* par rapport à l'ensemble des femelles ayant atteint la taille à maturité sexuelle (——).
– Evolution mensuelle du pourcentage de juvéniles d'*Herklotsichthys punctatus* dans les captures (.....).

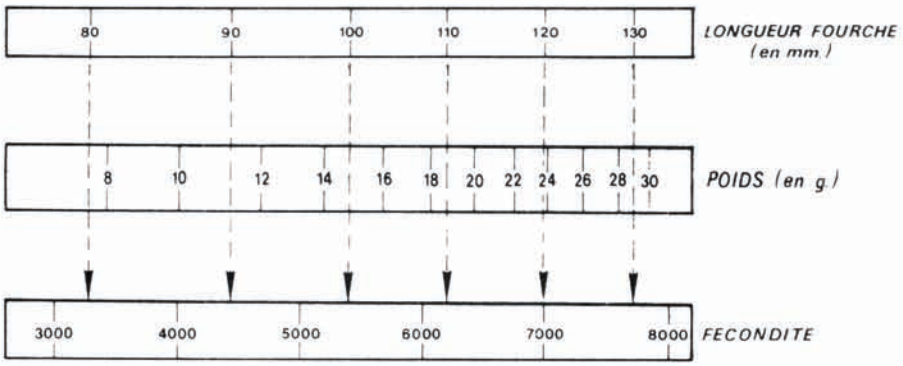

Fig. 8.– Schéma synoptique liant la fécondité à la longueur (LF en mm) et au poids (g) chez *Herklotsichthys punctatus* (Anon., 1983).

Fécondité

La fécondité est évaluée sur un échantillon de 24 femelles au stade 5, elle est ensuite reliée au poids et à la longueur (Fig. 8) :

– relation fécondité/longueur (mm) : $F = 9053 \log_{10}(LF) - 36312$ ($r = 0,64$)

– relation fécondité/poids (g) : $F = 3468 \log_{10}(P) - 3940$ ($r = 0,67$)

Le stock potentiel d'ovocytes est compris entre 4500 pour un poisson de 91 mm, et 8000 pour un poisson de 132 mm. De grandes variations entre individus de même taille sont cependant observées.

Sex-ratio

Le pourcentage de mâles est toujours supérieur à 50 % (sauf en mars 1982) et semble assez stable autour de 60 %. La différence entre le nombre de mâles et de femelles sur la totalité des pêches est significative au seuil de 5 %.

L'étude du sex-ratio par classe de taille (Fig. 9) montre que c'est autour des tailles limites que le pourcentage de femelles augmente, ceci étant surtout vrai pour les grands individus; ce résultat peut être biaisé par le faible nombre d'individus dans ces classes.

Croissance.

Distribution des tailles

Dans les histogrammes mensuels des pêches (Fig. 10), la taille des individus varie de 40 à 130 mm. La classe la plus représentée se situe autour de 90 mm. Les petits individus ont surtout été capturés en juin, septembre, octobre et décembre; alors qu'en mai, août et janvier, seuls les grands individus étaient présents.

Croissance

Les courbes théoriques de croissance estimées selon la méthode de Pauly sont représentées sur la figure 11. Elles font apparaître 7 classes d'âge annuelles. Le calcul des paramètres de l'équation de Von Bertalanffy donne les résultats suivants :

$$L = 133,07\ (1 - e^{-2,56\ (t + 0,1)})$$

Cette courbe correspond aux courbes empiriques de croissance de Pauly. Le taux de croissance quotidien (tabl. III montre une évolution très rapide pendant les 4 premiers mois (LF = 30 à 90 mm) qui se ralentit au-delà. L'ensemble des individus capturés seraient âgés de moins d'un an.

Relation taille-poids

Elle a été calculée séparément pour les deux sexes; le test de Student a montré que les deux relations n'étaient pas significativement différentes. Une relation regroupant mâles et femelles a donc été recalculée sur 3880 individus pêchés tout au long de l'année ; la relation taille-poids s'exprime ainsi :

$$P_{(g)} = 9,9\ .\ 10^{-6}\ L_{F(mm)}{}^{3,16}$$

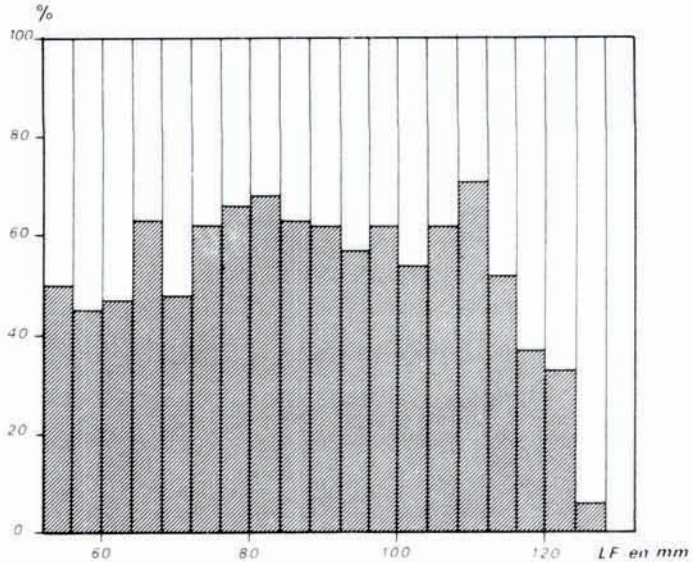

Fig. 9. – Evolution du sex-ratio d'*Herklotsichthys punctatus* (% de mâles) par classe de taille.

DISCUSSION

Aux îles Seychelles, *Herklotsichthys punctatus* semble avoir une ponte plus ou moins continue au cours de l'année comme de nombreux poissons tropicaux. Les maxima observés correspondent aux débuts et fins des périodes de moussons du Nord-Ouest et du Sud-Est. Marichamy (1972), aux îles Andaman, a mis en évidence, en suivant l'évolution du R.G.S., deux périodes de ponte préférentielles en mai et novembre. Hida et Uchiyama (1977) signalent, aux îles Marshall, une ponte continue avec un maximum en avril/mai.

La taille à première maturité sexuelle semble légèrement plus faible aux îles Marshall, 90 mm (Hida et Uchiyama, 1977), qu'aux îles Seychelles : 101 mm, et qu'aux îles Andaman : 107 mm (Marichamy, 1972). Les plus petites femelles matures trouvées aux îles Seychelles ont cependant une taille nettement inférieure : 59 mm, à celles trouvées aux îles Marshall et aux îles Andaman : 78 mm.

La fécondité d'*Herklotsichthys punctatus* est assez élevée, mais diffère selon les auteurs (Tabl. IV).

Tabl. IV. – Fécondité d'*H. punctatus* selon différents auteurs

LF (mm)	Seychelles	Andaman (Marichamy, 1972)	Marshall (Hida et Uchiyama, 1977)
99	5400	6200	3100
104	5700	6400	6300
120	7000	10700	–

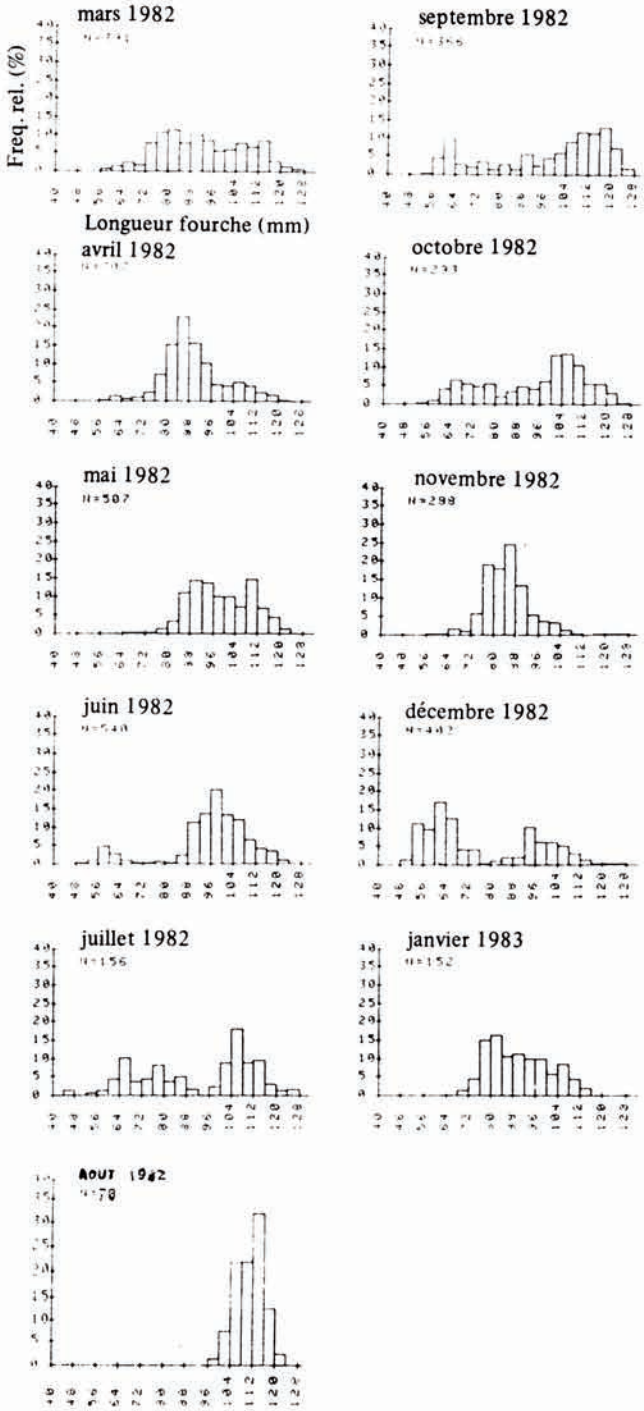

Fig. 10.– Histogrammes mensuels de fréquence de taille d'*Herklotsichthys punctatus*. Mars 1982 à Janvier 1983 (en abscisses : longueurs à la fourche en mm – en ordonnées : fréquences relatives en %).

Hida et Uchiyama (1977) observent un sex-ratio favorable aux mâles (60 %), comme aux îles Seychelles. Ce rapport est maximal en avril et septembre aux îles Marshall, et en mai et octobre autour de Mahé. Ces deux derniers mois correspondent aux débuts de périodes de ponte. Une croissance plus rapide chez les femelles, un comportement particulier des mâles où une mortalité accrue à la suite de la reproduction, pourraient expliquer une taille moyenne plus faible et l'absence de grands mâles.

Une étude séparée des paramètres de reproduction selon que les échantillons se situaient sur les côtes au vent ou sous le vent n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives. Il n'existerait alors qu'un seul stock pouvant se déplacer autour de l'île.

Le tableau V résume les différences de tailles maximale, minimale et moyenne observées dans différentes régions.

Tabl. V. – Tailles minimale, maximale et moyenne d'*H. punctatus* observées dans différentes régions.

Source taille	Fidji (anon., 1974)	Andaman (Marichamy, 1972)	Marshall (Hida & Uchiyama, 1977)	Seychelles (Ratcliffe, 1978)	Seychelles (présente étude)
LF min.	48	56,5	60	–	40
LF max.	128	127	116	–	128
LF moy.	92	–	–	112	91,5

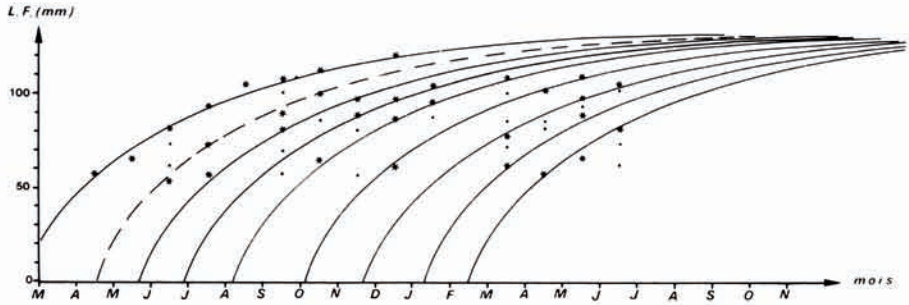

Fig. 11.– Cohortes annuelles et croissance estimée par la méthode de Pauly à partir des modes de distributions mensuelles d'*Herklotsichthys punctatus*.

La méthode utilisée pour l'étude de la croissance comporte plusieurs sources d'imprécisions, notamment dans la décomposition et la filiation des modes les plus élevés.

Hida et Uchiyama (1977) ont étudié la croissance d'*Herklotsichthys punctatus* aux îles Marshall par le comptage direct d'incréments présumés quotidiens sur les otolithes. Ils mettent en évidence une croissance plus rapide dans les tailles inférieures à 110 mm que celle déterminée aux Seychelles (Fig. 12). Des températures plus élevées aux îles Marshall (32°C en juin) peuvent être à l'origine de cette différence.

CONCLUSION

Les résultats de cette étude biologique d'*Herklotsichthys punctatus* aux îles Seychelles confirment que cette espèce a une vie courte et une croissance rapide. Sachant que sa taille à maturité est relativement élevée et qu'un nombre important d'immatures apparaît dans les captures, la pression de pêche à exercer sur le stock sera obligatoirement limitée.

Une ponte plus ou moins étalée dans l'année, l'existence d'un seul stock autour de Mahé et des rendements intéressants font cependant préférer l'exploitation de cette espèce à celle d'*Atherinomorus lacunosus* (« prêtre »). Bien que très résistante en vivier cette dernière espèce ne possède pas les qualités attractives d'un bon appât vivant pour le thon (Anon., 1983).

Actuellement le stock d'*H. punctatus* est presque vierge, il pourrait être raisonnablement exploité et utilisé comme appât de « dépannage » lorsque celui du plateau (*Decapterus macrosoma* et *D. maruadsi*) ne sera plus accessible à une période ou l'autre de l'année.

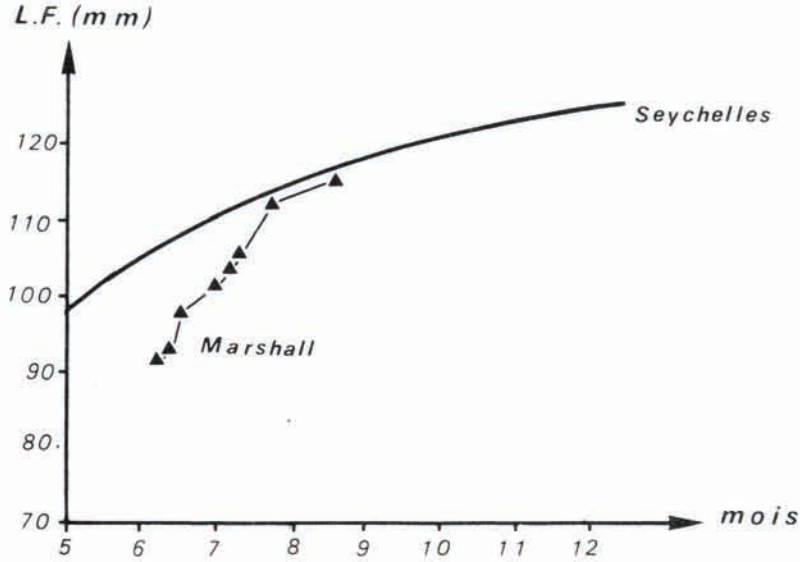

Fig. 12.– Courbes de croissance d'*Herklotsichthys punctatus* aux Seychelles et aux Marshall (Hida et Uchiyama, 1977).

REFERENCES

ANON., 1974. – Local tuna fishery. Suva. Fiji. Livebait and pole and line fishing for tuna. *FAO technical report 1.* FI : DP/FIJ/70/504:89.

– 1983. – L'appât vivant aux Seychelles, synthèse des connaissances acquises. *Rapport scientifique n° 1. ORSTOM, Antenne aux Seychelles* : 52.

BHATTACHARYA C.G., 1967. – A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23 (1) : 115-135.

BOUGIS P., 1952. – Rapport hépatosomatique et rapport gonadosomatique chez *Mullus barbatus L. Bull. Soc. Zool. France*, 74 (6) : 326-330.

BAUCHOT M.L.,. BIANCHI G., 1984. – Guide des poissons commerciaux de Madagascar (espèces marines et d'eaux saumâtres). Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Rome, 135 pp., 16 pl. coul.

GUENO Y. et LEGUEN J.C., 1968. – Détermination de l'âge et de la croissance de *Sardinella eba (Val.)* dans la région de Pointe Noire. *Cah. ORSTOM, Ser. Océanogr.*, 1 : 70-82.

GULLAND J.A. et HOLT S.J., 1959. – Estimation of growths parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. CIEM*, 25 (1) : 47-49.

HIDA T.S. et UCHIYAMA J.H., 1977. – Biology of the baitfishes *Herklotsichthys punctatus* and *Pranesus pinguis* in Majuro, Marshall Islands, in R.S. SHOMURA (ed.). Collection of Tuna baitfish Papers. *U.S. Dep. Commerc. NOAA Rep. NMFS, circ.* 408 : 63-68.

LECLUS F., 1979. – Oocyte development and spawning frequency in the South West african Pilchard *Sardinops ocellata. Fish. Bull. S. Afr.* (12) : 53-68.

MARICHAMY R., 1972. – Maturity and spawning of the spotted herring *Herklotsichthys punctatus* (Rüppell) from the Andaman sea. *Indian J. Fish.*, 18 (1 et 2) : 148-155.

– 1974. – A note on the length-weight relationship and relative condition in *Herklotsichthys punctatus* (Rüppell). *Indian J. Fish.*, 21 (2) : 582-584.

MARR J.C., 1948. – Observations on the spawning of oceanic skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) in the northern Marshall Islands. *Fishery Bull. Fish. Wildl. Serv. U.S.*, 51 (4) : 201-206.

MATSUI K., 1942. – The gonads of skipjack from Palau waters. *Kagaku nanyô (SO. Sea. Scio.)*, 5(1) : 117-122 (en japonais). (traduction in *Spec. Scient. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv.*, 20 : 1-6).

PAULY D., 1982. – Une sélection de méthodes simples pour l'estimation des stocks de poissons tropicaux. *FAO Circ. Pêches*, (729) : 63 p.

PETERSEN C., 1892. – Fiskenesbiologiske forhold i Holboek Fjord 1890-1891 *Beret. Landbugminist. Dan. Biol. Stn. (Fiskeriberet)*, 1890 (1891) : 121-184.

PITON B., 1976. – Particularités biologiques et océanographiques des parages du banc des Seychelles (Océan Indien). *Cah. ORSTOM. Sér. Océanogr.*, XIV (4) : 289-299.

RATCLIFFE C., 1978. – A report on the results off Mahé for small pelagic fish, 1973. *Fisheries Bulletin of Seychelles*, (1) : 9.

VON BERTALANFFY L., 1938. – A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology*, 10 : 181-213.